S937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 1. August 1972 Nr. 242

Eine neue Art der Rhagionidengattung *Litoleptis* aus Chile, mit Bemerkungen über Fühlerbildung und Verwandtschaftsbeziehungen einiger Brachycerenfamilien (Diptera: Brachycera)

Von Willi Hennig, Stuttgart

SMITHSONIAN NOV 24 1973 LIBRARIES

Mit 33 Abbildungen

In dem verhältnismäßig umfangreichen Dipterenmaterial, das Prof. Dr. W. Noodt (Kiel) in den Jahren 1959 und 1960 in Chile sammelte und dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart überließ, fand sich auch das Männchen einer offenbar noch nicht beschriebenen Art, dessen Flügel außerordentlich dem der Gattung *Hilarimorpha* gleicht. Da es nach seinen sonstigen Merkmalen aber in die Familie Rhagionidae gehört, schien seine genauere Untersuchung Aufschlüsse über die Verwandtschaftsbeziehungen der noch immer umstrittenen Gattung *Hilarimorpha* zu versprechen. Die Frage gewann noch an Interesse, als sich herausstellte, daß die im folgenden unter dem Namen *Litoleptis chilensis* beschriebene Art in eine Gattung *(Litoleptis)* gehört, von der auch Chillcott (1963) Verwandtschaftsbeziehungen zu der Gattung *Hilarimorpha* angenommen hatte. Chillcott ordnete *Hilarimorpha* geradezu in eine Gattungsgruppe der Rhagionidae ein. Schließlich schien auch eine Notiz von Delfinado & Hardy (1971) über die von den Philippinen beschriebene *Hilarimorpha orientalis* Frey die Möglichkeit zu eröffnen, über diese bisher kaum beachtete Art Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Rhagionidae und Hilarimorphidae nachzuweisen.

Für die Klärung der skizzierten Frage erwies sich vor allem die Gliederung der Fühler wichtig, und da diese auch auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Empidiformia, zu denen *Hilarimorpha* von manchen Autoren gestellt wurde, neues Licht zu werfen scheint, benutze ich die Gelegenheit, auch zu diesem Problem meine Ansichten, als Anregung für weitere Untersuchungen, hier vorzubringen.

Zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Prof. Dr. W. Noodt (Kiel) für die Überlassung der von ihm in Chile gesammelten Dipteren, Herrn Dr. W. Hackman (Helsinki), der mir den Holotypus von *Hilarimorpha orientalis* Frey übersandte und meiner Mitarbeiterin Frau Spahr, deren Sorgfalt es zu verdanken ist, daß das einzige Männchen von *Litoleptis chilensis* n. sp. nicht unbeachtet blieb.

1. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Litoleptis* mit Beschreibung einer neuen Art

Zur Gattung *Litoleptis* gehören heute 3 Arten:

Litoleptis alaskensis Chillcott 1963 aus Alaska
Litoleptis orientalis (Frey 1954) aus Luzon (Philippinen)
Litoleptis chilensis n. sp. aus Chile.

Die orientalische Art wurde von Frey unter dem Namen *Hilarimorpha orientalis* beschrieben. Seither wurde sie nur von Delfinado & Hardy (1971) erwähnt:

„Dr. Donald W. Webb of the Illinois Nat. Hist. Survey has informed us, in litt., that this species is a rhagionid." Von Herrn Dr. W. Hackman erfuhr ich, daß Dr. D. W. Webb auch die nahe Verwandtschaft dieser Art mit *Litoleptis alaskensis* schon richtig erkannt hatte (siehe dazu auch unten).

Chillcott (1963) stellte die von ihm beschriebene Gattung *Litoleptis* zu den Rhagionidae und faßte sie mit einigen anderen Gattungen, die er für nahe verwandt hielt, in einer Gattungsgruppe zusammen: „A generic group composed of *Hilarimorpha, Litoleptis, Bolbomyia, Archicera* and *Austroleptis* is proposed." Von diesen Gattungen ist *Archicera* (beschrieben von Szilády 1934 aus Kroatien und Steiermark) leider nicht zu deuten. Wie mir Herr Dr. F. Mihályi freundlicherweise mitteilte, sind die beiden Typen nicht erhalten.

Die Gattung *Hilarimorpha* gehört ohne Zweifel nicht zu den Rhagionidae, sondern wahrscheinlich zu den Bombyliidae (siehe unten S. 15).

Was die übrigen Gattungen, die bei Chillcott genannt werden, anbetrifft, so habe auch ich (1967) die Ansicht vertreten, daß *Bolbomyia* und *Austroleptis* nahe miteinander verwandt sind. Bei beiden sind im Flügel „m_3 und die m-cu-Querader vollständig reduziert" (Abb. 46—49 bei Hennig 1967a).

Der Flügel von *Litoleptis* (Abb. 4—5) könnte ohne Zweifel als Weiterbildung des Flügels von *Bolbomyia* und *Austroleptis* angesehen werden. Aber *Litoleptis* hat im Gegensatz zu diesen beiden Gattungen eine vollständig ungegliederte Fühlergeißel. Das gilt für die meisten Rhagionidae mit Ausnahme der Vermileoninae und und einer Anzahl von Gattungen, die oft unter dem Namen Arthroceratinae zusammengefaßt werden.

Bei den meisten Rhagionidae mit ungegliederter Fühlergeißel sind die Laterotergite (Pleurotergite oder Metapleuren mancher Autoren, „supra spiracular convexity of postnotum" bei Malloch 1932) behaart. Nackt sind sie nur bei den Gattungen *Spania, Ptiolina* und *Omphalophora* sowie bei *Litoleptis*.

Frey (1954) gab für *„Hilarimorpha" orientalis*, die wie oben gesagt, in die Gattung *Litoleptis* gehört, zwar an „Metapleura mit einigen Haaren". Die Untersuchung des Holotypus zeigte aber, daß das nicht zutrifft. Frey muß sich getäuscht und die Randbehaarung des Flügelschüppchens versehentlich der „Metapleura" zugeschrieben haben.

Es ist daher möglich, daß *Litoleptis* mit den Gattungen *Spania, Ptiolina* und *Omphalophora* am nächsten verwandt ist. Chillcott hat schon auf die Übereinstimmung der Fühlerbildung hingewiesen, die zwischen *Litoleptis* und den genannten Gattungen (bzw. *Spania)* besteht:

„The antennae are closer in structure to *Spania* Meigen than to the above mentioned genera (gemeint sind *Bolbomyia* und *Hilarimorpha*); with the third segment prolonged medially into a pubescent pseudostyle, with no trace of segmentation or true style."

Tatsächlich kann die Fühlerbildung der Gattung *Litoleptis* als Weiterbildung der bei den Gattungen *Ptiolina* und *Spania* vorliegenden Verhältnisse angesehen werden. Die Arten *L. alaskenis* und *orientalis* wären dann als morphologisches Übergangsstadium zwischen *Spania-Ptiolina* (Abb. 16) und *Litoleptis chilensis* (Abb. 1) anzusehen (siehe auch unten).

Auch das Flügelgeäder von *Litoleptis* könnte in ähnlicher Weise als eine Weiterbildung des Flügels von *Ptiolina* und *Spania* angesehen werden. Für *Litoleptis* könnte mit Recht gelten, was Lindner (1925) über das äußerst ähnliche Flügelgeäder von *Hilarimorpha* (für diese Gattung allerdings mit Unrecht) schreibt: „Es macht sich hier

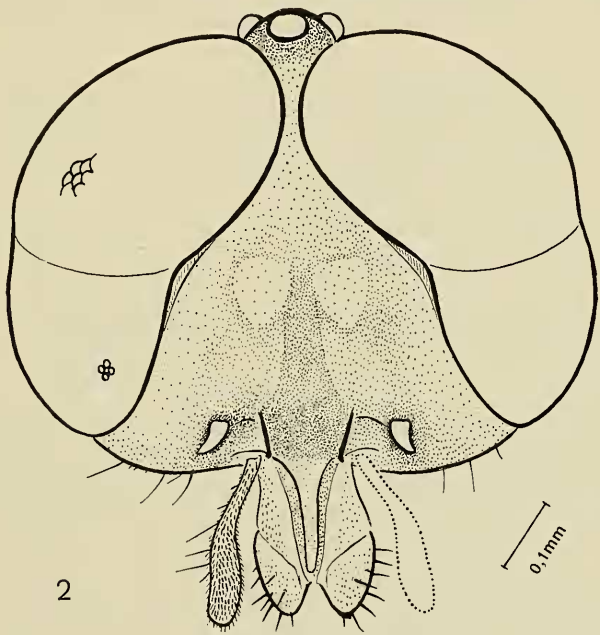


Abb. 1—3. Fühler (1: Geißel punktiert, daneben Spitze in stärkerer Vergrößerung), Kopf (2: Ansicht von vorn) und Maxillarpalpus (3) von *Litoleptis chilensis* nova spec. (Holotypus). Der Maxillarpalpus (Abb. 3) ist im proximalen Abschnitt durchgerissen, jedoch mit Sicherheit nicht an der Grenze zwischen 2 Gliedern.

die Auswirkung der Entwicklung geltend, die wir bei *Ptiolina* und *Spania* beobachten, wo m_1 und m_2 oft einen gemeinsamen Ausgangspunkt haben und wo Ader m_3 häufig verkürzt ist."

Als einziges abgeleitetes Grundplanmerkmal der Rhagionidae kann bisher die scharfe Trennung zwischen dem 1. Glied der Fühlergeißel (dem „3. Fühlerglied") und den folgenden Geißelgliedern gelten (Abb. 15). Dieses Merkmal spricht auch dafür, daß die sogenannten „Arthroceratinae" zu den Rhagionidae (wie z. B. MALLOCH 1932 annahm) und nicht zu den *Xylophagidae* gehören, bei denen sie in den Katalogen der nordamerikanischen und neotropischen Dipteren eingeordnet werden.

Die Zahl der Geißelglieder ist bei verschiedenen monophyletischen Teilgruppen der Rhagionidae (z. B. bei den Vermileoninae und innerhalb der Gattung *Atherimorpha*) zweifellos unabhängig, durch Konvergenz, reduziert worden. Eine völlig ungegliederte Fühlergeißel besitzen vor allem die Rhagioninae, bei denen auch die Laterotergite (die „Metapleuren") behaart sind.

Hier sind die Distalglieder miteinander und mit dem Basalglied (dem 3. Fühlerglied) der Geißel nahtlos verschmolzen. Die ursprüngliche Trennung ist aber überall noch deutlich zu erkennen durch die Einschnürung, die das Basalglied von dem borsten- oder stylusförmigen Distalabschnitt der Fühlergeißel trennt.

Die gleiche Fühlerbildung wie die Rhagioninae mit behaarten Laterotergiten besitzen auch die Gattungen *Ptiolina, Spania, Omphalophora* und *Litoleptis*. Bei ihnen aber sind die Laterotergite unbehaart. Da auch bei den Vermileoninae und Arthroceratinae, also bei allen Rhagonidae mit noch deutlich gegliederter Fühlergeißel, die Laterotergite unbehaart sind, liegt der Gedanke nahe, darin ein ursprüngliches (plesiomorphes) Merkmal zu sehen, das nicht für die nahe Verwandtschaft der betreffenden Gattungen spricht. Wir müßten dann annehmen, daß die vollständige Reduktion der Trennungsnähte zwischen den Geißelgliedern bei den Rhagionidae nur einmal entstanden ist, und daß alle Gattungen, die dieses (als synapomorph zu deutende) Merkmal besitzen, eine engere monophyletische Gruppe bilden. Bei einigen Vertretern dieser Gruppe (den Gattungen *Ptiolina, Spania, Litoleptis* und *Omphalophora*) wäre die ursprüngliche Nacktheit der Laterotergite erhalten geblieben. Die Gattungen mit dem weiteren abgeleiteten (apomorphen) Merkmal der behaarten Laterotergite dürften dann wieder eine engere monophyletische Gruppe bilden.

Natürlich wäre diese Arbeitshypothese durch die weitere Untersuchung anderer Merkmale noch sorgfältig zu prüfen.

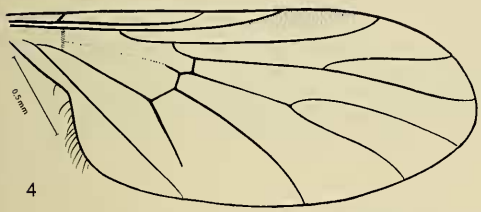
Unter den Rhagionidae mit gegliederter Fühlergeißel bilden sicherlich die Vermileoninae eine engere monophyletische Gruppe. Ob das auch für die Arthroceratinae gilt, ist fraglich.

Von einigen Gattungen, die ich 1967 als Vertreter dieser Gruppe anführte, hat sich inzwischen herausgestellt, daß sie zu anderen Familien gehören: *Arthropeas* und *Odontosabula* (Syn.: *Stratioleptis*) gehören zu den Coenomyiidae (NAGATOMI & SAIGUSA 1970) und die Gattung *Glutops* zu den Pelecorhynchidae (TESKEY 1970).

So bleiben in der noch immer problematischen Gruppe Arthroceratinae nur die Gattungen *Arthroteles, Atherimorpha* (beide ausschließlich auf den Südkontinenten und offenbar nahe miteinander verwandt: STUCKENBERG 1956), *Arthroceras* (Syn. *Ussuriella* nach NAGATOMI 1970), *Bolbomyia, Austroleptis* und vielleicht *Heterostomus* (nicht *Hercostomus* wie ich 1967 versehentlich schrieb).

Die beiden Gattungen *Bolbomyia* und *Austroleptis* hielt ich 1967 für nahe verwandt. Wie oben erwähnt, hat auch CHILLCOTT (1963) eine ähnliche Ansicht vertreten, wenn er auch einige sicher oder wahrscheinlich nicht näher verwandte andere Gattungen in die gleiche Gruppe stellte.

Die Frage, ob *Bolbomyia* und *Austroleptis* wirklich zusammen eine engere monophyletische Gruppe bilden, ist deshalb so interessant und wichtig, weil *Bolbomyia* nur auf den Nord-, *Austroleptis* dagegen nur auf den Südkontinenten verbreitet ist, und weil mit *Probolbomyia modesta* im oberen Jura von Kasachstan ein Fossil gefunden wurde (USSATCHOV 1968), das im Flügelgeäder (andere entscheidende Merkmale sind leider nicht erkennbar) genau mit *Bolbomyia* und *Austroleptis* übereinstimmt. Wenn diese beiden rezenten Gattungen tatsächlich in eine engere monophyletische Gruppe gehören, dann ist es möglich, in *Probolbomyia* einen Vertreter aus der Stammgruppe von *Bolbomyia* und *Austroleptis* zu sehen. Wenn aber *Austroleptis* mit *Bolbomyia* nicht näher verwandt ist, dann könnte *Probolbomyia* wohl nur.



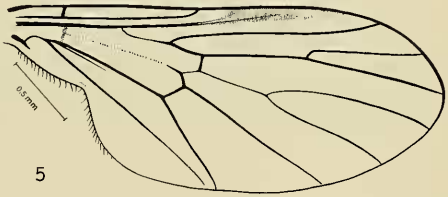


Abb. 4—5. Flügel von *Litoleptis orientalis* Frey (4: Holotypus) und *Litoleptis chilensis* nova spec. (5: Holotypus).

wie der Name anzudeuten scheint, in der rezenten Gattung *Bolbomyia* ihren nächsten Verwandten haben. Die Beantwortung dieser Frage wäre für tiergeographische Probleme aber auch für die Beurteilung des Alters der Rhagionidae und ihrer Teilgruppen von besonderer Bedeutung.

Geradezu entscheidend wäre in diesem Zusammenhang die Aufklärung der systematischen Stellung von *Heterostomus* (1 Art in Chile). Nach MALLOCH (1932) ist diese Gattung mit *Austroleptis* am nächsten verwandt. Wenn das zutrifft, dann müßte nicht nur die Reduktion des Flügelgeäders (Reduktion von m_3 und der m-cu-Querader) sondern auch die Reduktion der Geißelglieder im Fühler (von 8 auf 5 bzw. 4) bei *Bolbomyia* und *Austroleptis* unabhängig (durch Konvergenz) erfolgt sein, denn *Heterostomus* hat ein vollständiges (etwa dem Grundplan der Rhagionidae bzw. Brachycera) entsprechendes Flügelgeäder und auch die volle Zahl von 8 Geißelgliedern. Darüber hinaus müßte man annehmen, daß auch die scharfe, für alle übrigen *Rhagionidae* charakteristische Trennung zwischen dem 1. und den folgenden Geißelgliedern (siehe oben) noch nicht zum Grundplan der Familie gehört, sondern mehrmals unabhängig erfolgt ist.

Nicht alle Autoren haben *Heterostomus* mit MALLOCH zu den Rhagionidae bzw. Arthroceratinae gestellt. KRÖBER (1930) behandelt sie unter Berufung auf SHANNON bei den Tabanidae und meint, daß sie sich seines Erachtens „eng an die *Coenura-* [= *Pelecorhynchus-*] Arten anschließt." MALLOCH (1932) wendet sich energisch gegen diese Auffassung und betont, daß „the general habitus of the species is very similar to that of *Austroleptis*." „The course of R_4 and the very rudimentary thoracal squama of *Heterostomus* undoubtedly indicate that it belongs to the present family [Rhagionidae]

and not to the Tabanidae, in which the lower (thoracal) squama is large and protrudes much beyond the upper." Aber dieses Merkmal gilt nicht für die Pelecorhynchidae, die früher zu den Tabanidae gestellt wurden und auf jeden Fall mit dieser Familie am nächsten verwandt sind. Bei einem Vergleich des Flügels von *Heterostomus* (Abb. bei MALLOCH 1932) mit dem von *Glutops* (Abbildungen z. B. bei NAGATOMI & SAIGUSA 1970) kann ich beim besten Willen im Verlauf von R_4 keinen wesentlichen Unterschied zwischen diesen beiden Gattungen erkennen. Die starke Biegung des Endabschnittes von R_{2+3} nach vorn, die im Flügel von *Heterostomus* auftritt, könnte ihre Vorstufe im Flügel von *Glutops* haben. Nachdem sich herausgestellt hat, daß diese Gattung zu den Pelecorhynchidae gehört (TESKEY 1970) scheint die Frage berechtigt, ob das nicht auch für *Heterostomus* gelten könnte.

Auf jeden Fall ist die Aufklärung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Heterostomus* im Hinblick auf die Konsequenzen, die sich daraus für unsere Vorstellung von der phylogenetischen Entwicklung der Rhagionidae und verwandter Familien ergeben müßten, z. Zt. eine der wichtigsten Aufgaben in der Systematik der sogenannten „niederen Brachycera".

Litoleptis chilensis **nova spec.** (Abb. 1—3, 5—12)

♂: Eine vollständige Angabe aller Unterschiede, die zwischen dieser und den beiden bisher beschriebenen Arten der Gattung (*orientalis* Frey und *alaskensis* Chillcott) bestehen, ist nicht möglich, weil mir von *alaskensis* nur die Beschreibung zur Verfügung steht und der Holotypus von *orientalis* sehr schlecht erhalten ist.

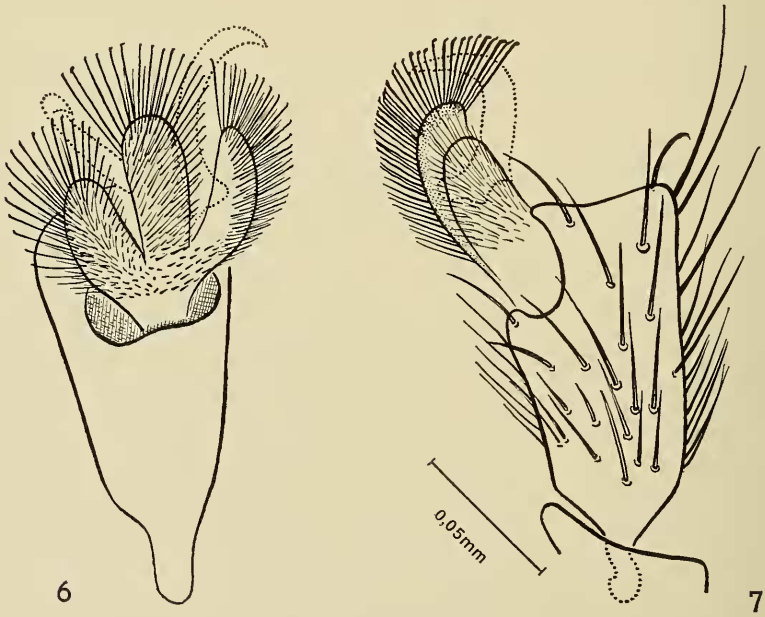


Abb. 6—7. Endglied des Vordertarsus von *Litoleptis chilensis* nova spec. (Holotypus) mit Pulvillen und Empodium, in Ventral- (6) und Seitenansicht (7).

Der Maxillarpalpus ist bei *alaskensis* nach CHILLCOTT zweigliedrig; beide Glieder sind etwa gleichlang. Bei *orientalis* erwähnt FREY die Maxillarpalpen nicht, und beim Holotypus sind sie nicht erkennbar. Bei der neuen Art ist der Maxillarpalpus offenbar

eingliedrig, im Proximalabschnitt schmal, im Distalabschnitt verbreitert. Eine Trennungsnaht zwischen 2 Gliedern ist im mikroskopischen Präparat auch bei stärkster Vergrößerung nicht zu erkennen.

Die Fühlergeißel ist bei *alaskensis* nach CHILLCOTT in der Proximalhälfte lang oval, von der Mitte ab in einen behaarten „Pseudostylus" ausgezogen. Bei *orientalis* ist sie nach FREY „an der Basis breit und gegen die Spitze konisch verschmälert, mit einer kurzen, dunklen haarförmigen Arista". Heute fehlen beim Holotypus beide Fühlergeißeln; nur die beiden Basalglieder der Fühler sind erhalten. Bei *chilensis* ist die Fühlergeißel (das „3. Fühlerglied") von der Basis zur Spitze gleichmäßig und schwach verschmälert; eine Einschnürung in der Mitte ist auch nicht andeutungsweise vorhanden. Die Augen sind auf der Stirn schmal getrennt wie bei *alaskensis*. Bei *orientalis* sollen sie einander „unter den Ozellen" berühren. Möglicherweise ist das auf Schrumpfung des Kopfes zurückzuführen. Zwischen der oberen Hälfte der Augen, in der die Fazetten leicht vergrößert sind, und der unteren Hälfte liegt eine deutliche Grenze. Das scheint aber für alle 3 Arten in etwa gleicher Weise zu gelten.

Der Thorax ist gleichmäßig gelbrot im Gegensatz zu *alaskensis*, die nach CHILLCOTT einen bräunlich-schwarzen Thorax besitzt. Auch bei *orientalis* sind wenigstens der Thoraxrücken und das Scutellum schwarz. Die Pleuren sind bei *chilensis* wie bei den beiden anderen Arten ganz nackt. Daß die Angabe „Metapleura mit einigen Haaren" bei FREY (1954; für *orientalis*) auf einem Irrtum beruht, wurde schon oben gesagt.

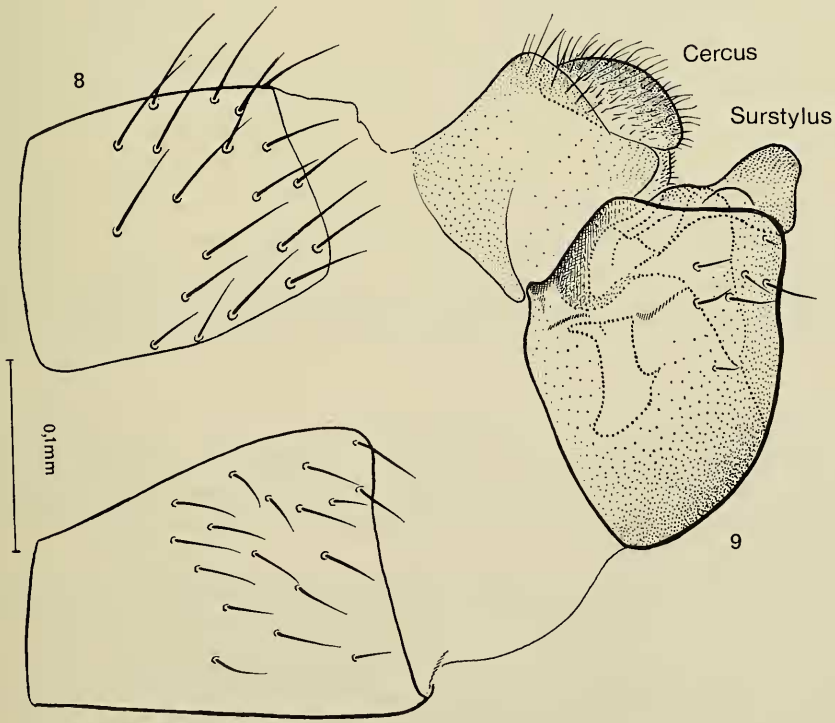


Abb. 8. Endsegmente (8. und folgende Segmente) des Abdomens von *Litoleptis chilensis* nova spec. (♂, Holotypus).

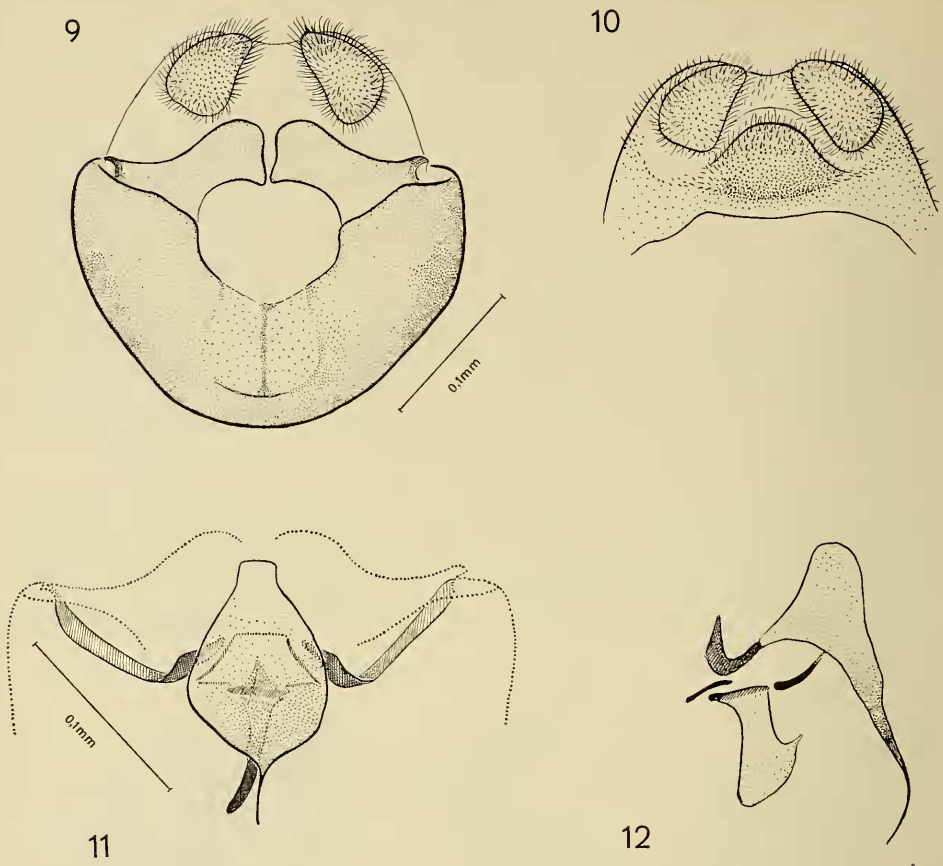


Abb. 9—12. Hypopygium von *Litoleptis chilensis* nova spec. (Holotypus). Abb. 9: Kaudalansicht; Aedeagus entfernt. Abb. 10: Proctiger mit Cerci. Abb. 11: Aedeagalapparat in Kaudalansicht. Die Darstellung zeigt die in Abb. 9 entfernten Teile in etwas stärkerer Vergrößerung, aber in gleicher Lage. Punktiert sind die dorsalen Begrenzungen der Surstyli und die seitlichen Begrenzungen der Basistyli. Abb. 12: Seitenansicht des Aedeagus und seiner Anhänge (Vergrößerung wie in Abb. 11).

Die Beine sind bei *chilensis* wie bei *orientalis* hellgelb, die Tarsenglieder an den Spitzen gebräunt. Bei *alaskensis* sind die Beine nach CHILLCOTT dunkelbraun bestäubt, bei gewisser Beleuchtung etwas glänzend, schwarz. Wie bei den beiden anderen Arten sind auch bei *chilensis* keine Tibialsporne vorhanden, im Gegensatz zu allen anderen bekannten Rhagioniden.

Im Flügel ist, so wie das auch FREY bei *orientalis* ausdrücklich betont, der Basalabschnitt von m sehr schwach, nur als Falte zu erkennen. Die beiden Basalzellen sind daher nur undeutlich getrennt. Bei *alaskensis* und *orientalis* (Abb. 4) ist CuA_2 verkürzt; sie endet ziemlich abrupt weit vor dem Flügelrande, den sie auch nicht als Falte erreicht. Da das für beide Arten gilt, handelt es sich wohl sicher nicht um eine Anomalie. Bei *chilensis* erreicht dagegen CuA_2 den Flügelrand in voller Stärke (Abb. 5). Halteren etwas bräunlich.

Das Abdomen ist bei *chilensis* rotgelb wie der Thorax, bei den beiden anderen Arten schwarzbraun, bei *orientalis* nach FREY „mit schmalen gelblichen Segmenträndern". Im Hypopygium weicht *chilensis* anscheinend nicht wesentlich von den beiden anderen Arten ab. Bei *alaskensis* soll nach CHILLCOTT das Aedeagalapodem fehlen. Das wäre sehr merkwürdig, und ich halte deshalb eine Prüfung dieser Angabe unbedingt für erforderlich. Das Hypopygium des Holotypus von *orientalis* ist (in einem besonderen Gläschen) so schlecht erhalten, daß morphologische Einzelheiten nicht erkennbar sind. Bei *chilensis* ist ein Aedeagalapodem deutlich vorhanden.

Holotypus: 1 ♂ (einzelne Körperteile in mikroskopischen Präparaten) im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart: Chile (Batuco, Cerro, 18. V.—9. VI. 1959, W. NOODT leg.).

Über den Fundort liegen folgende Angaben vor: Batuco ist ein Längstal; 30 km nördlich von Santiago, in 550 m Höhe. Cerro bedeutet „durch starke Beweidung spärliche Hartlaubvegetation auf dem Ostabhang der Küstenkordillere, bis 100 m über dem Zentraltal".

2. Fühlerbildung und System der Brachycera

Die von manchen Autoren (z. B. CHILLCOTT 1963) vertretene Annahme, daß die Gattung *Hilarimorpha* zu den Rhagionidae und innerhalb dieser Familie sogar zu einer engeren monophyletischen Gattungsgruppe (siehe oben, S. 2) gehören könnte, läßt sich unter anderem durch die Fühlerbildung widerlegen. Diese Tatsache und einige frühere Erfahrungen veranlassen mich, hier auf die Fühlerbildung der Brachycera etwas näher einzugehen. Bereits wenige Vergleichsuntersuchungen bestätigten die alte Erfahrung, daß selbst oberflächlich gelegene und ohne großen technischen Aufwand zugängliche Organe des Dipterenkörpers bisher nur höchst unzureichend bekannt sind. Die Möglichkeiten, die sie für die Aufdeckung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen bieten können, sind noch längst nicht ausgeschöpft.

Im Grundplan der Brachycera besteht die Fühlergeißel, d. h. der auf Scapus und Pedicellus folgende Abschnitt des Fühlers, sehr wahrscheinlich aus 8 Gliedern, die sich nur wenig voneinander unterscheiden (HENNIG 1967a).

Eine Fühlergeißel, die nicht oder nur wenig vom Grundplan der Brachycera abweicht, besitzen nur die oder wenigstens einige Vertreter weniger Familien (Abb. 13—14): Xylophagidae, Coenomyiidae, Pantophthalmidae, Xylomyidae, Stratiomyidae, Pelecorhynchidae und Rhagionidae. Bei den Rachiceridae ist die Zahl der Geißelglieder wahrscheinlich sekundär vergrößert (HENNIG 1967a).

Alle diese Familien werden in den Systemen oft (z. B. HENDEL 1936/37) unter dem Namen Homoeodactyla zusammengefaßt. Die Frage, ob es sich dabei um eine monophyletische Gruppe handelt, ist noch durchaus ungeklärt.

Bei allen anderen Familien der Brachycera (im folgenden „Heterodactyla") ist die Zahl der Geißelglieder reduziert. Es sind niemals mehr als 4, oft aber noch weniger vorhanden. Ähnliche Reduktionen kommen auch bei den meisten Familien der Homoeodactyla vor. Es läßt sich aber mit Sicherheit nachweisen, daß diese Reduktionen hier mehrfach unabhängig erfolgt sind.

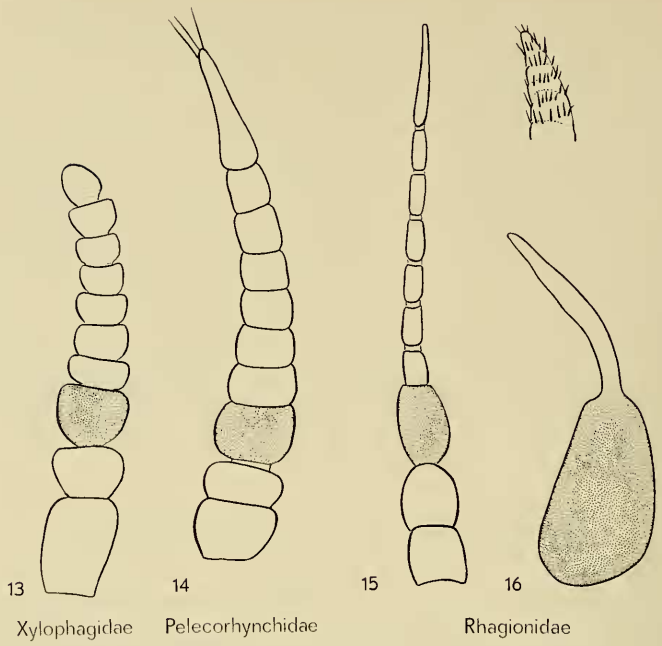


Abb. 13—16. Fühler bzw. Fühlergeißel (Abb. 16) von *Xylophagus cinctus* Meigen (13), *Pelecorhynchus fusconiger* Walker (14; nach MACKERRAS & FULLER 1942), *Arthroteles cinerea* Stuckenberg (15; nach STUCKENBERG 1956) und *Ptiolina* spec. (16: nur Fühlergeißel; oben: Spitze in stärkerer Vergrößerung). Punktiert ist in allen Abbildungen das Basalglied (Funiculus, Postpedicellus) der Fühlergeißel.

Bei den „Heterodactyla" besteht außerdem eine deutliche Grenze zwischen dem Basalglied („Postpedicellus", „Funiculus") und den distalen Gliedern (zusammen „Arista") der Fühlergeißel. Dieses zweifellos abgeleitete Merkmal kommt unter den Homoeodactyla auch bei den Rhagionidae (Abb. 15) vor. Es ist aber fraglich, ob daraus auf eine nähere Verwandtschaft mit den Heterodactyla geschlossen werden darf. Allgemein wird angenommen, daß die Rhagionidae mit den Pelecorhynchidae und Tabanidae am nächsten verwandt sind, und obwohl das noch nicht sicher begründet ist, deuten gewisse Übereinstimmungen der Larven auf die Richtigkeit dieser Annahme hin.

Bei den Heterodactyla aber könnten die scharfe Trennung zwischen Funiculus und Arista sowie die Reduktion der Arista auf höchstens 3 Glieder synapomorphe Merkmale sein, die für die Monophylie dieser Gruppe sprechen. Dazu kommt die Tatsache, daß bei vielen Vertretern dieser Gruppe die Arista in einen nackten hyalinen Endgriffel ausläuft. Dort, wo er fehlt, dürfte er sekundär reduziert sein. Fraglich ist das wohl nur bei den Cyclorrhaphen (siehe unten). Die Deutung dieses in der Literatur häufig erwähnten Endgriffels ist unsicher. Er könnte als Rudiment des Endgliedes der Arista oder auch als besondere Differenzierung des Endgliedes angesehen werden. Bei den Rhagionidae (und Pelecorhynchidae) ist anscheinend ein solcher Endgriffel niemals vorhanden. Hier ist die Arista bis zur Spitze selbst behaart. Bei manchen Homoeodactyla (Xylomyidae: Abb. 31, Coenomyiidae, Tabanidae) läuft

das Endglied der Fühlergeißel in eine mehr oder weniger scharfe Spitze aus. Es ist aber sehr fraglich, ob diese dem Endgriffel der Heterodactyla entspricht. Bei den Heterodactyla hat der hyaline Endgriffel keine scharfe Spitze. Die Tatsache, daß er durch seine Nacktheit und Durchsichtigkeit sich deutlich von der behaarten und stärker sklerotisierten (dunkler gefärbten) übrigen Arista unterscheidet, deutet auf besondere (?Sinnes-)funktionen hin. Eine genauere Untersuchung seiner Feinstruktur dürfte sich lohnen. Im allgemeinen ist er nicht durch eine nahtartige Grenze von der übrigen Arista abgesetzt.

Bei den Heterodactyla können wohl die Asiliformia, Empidiformia und Cyclorrhapha mit Sicherheit als monophyletische Gruppen angesehen werden, wahrscheinlich bilden die Empidiformia und Asiliformia zusammen wieder eine monophyletische Gruppe. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhaphen und der im folgenden als „Nemestrinoidea" bezeichneten Gruppe sind noch ungeklärt.

Asiliformia

Bei allen Familien dieser Gruppe (Therevidae, Scenopinidae, Asilidae, Mydidae, Apioceridae) besteht die Arista aus höchstens 2 Gliedern, deren letztes in den schon beschriebenen nackten hyalinen Endgriffel ausläuft (Abb. 17, 18, 28, 29). Mit der

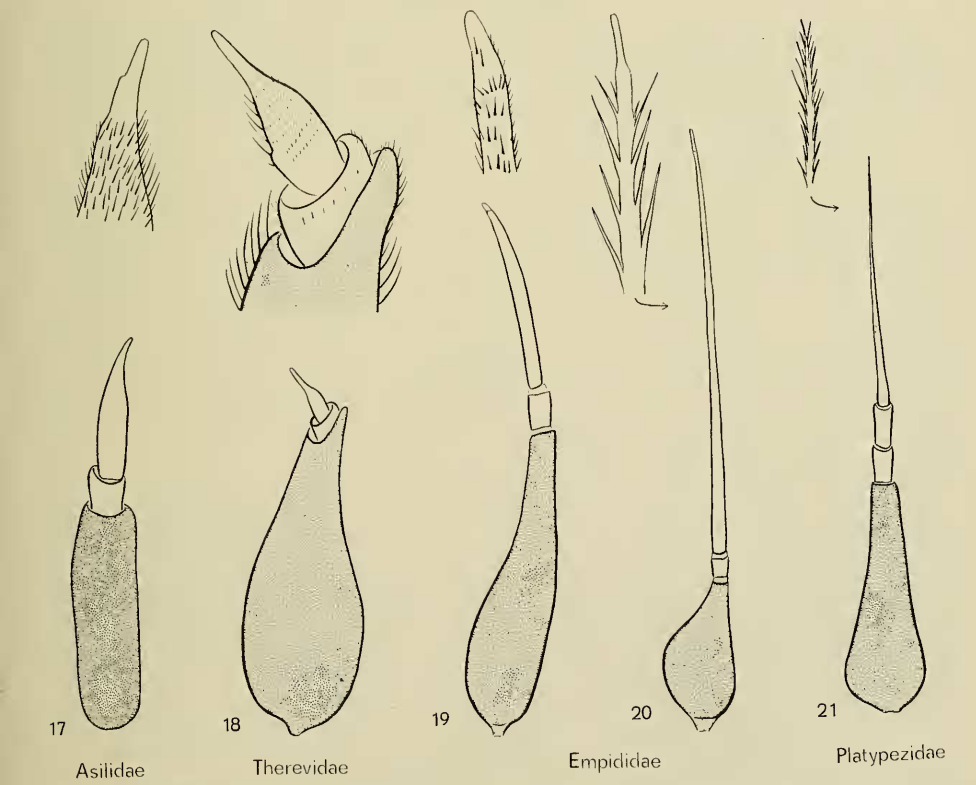


Abb. 17—21. Fühlergeißel von *Heteropogon nubilus* Loew (17), *Psilocephala ardea* Fabricius (18), *Rhagionempis dimidiata* Meigen (19), *Atelestus pulicarius* Fallén (20) und *Agathomyia visuella* Zetterstedt (21). Punktiert ist in allen Abbildungen das Basalglied (Funiculus, Postpedicellus) der Fühlergeißel. Obere Reihe: Spitze der Arista (in Abb. 18 die ganze Arista) in stärkerer Vergrößerung.

Frage, ob bei der Gattung *Rueppelia* (Therevidae) die Arista aus 3 Gliedern besteht, habe ich mich schon früher (1967b) ausführlich beschäftigt mit dem Ergebnis, daß bei dieser Gattung allenfalls mit einer sekundären Vergrößerung der Gliederzahl in der Arista zu rechnen ist.

Bei vielen Asiliformia besteht die Arista nur noch aus einem Glied, an dem aber der hyaline Endgriffel oft noch erhalten ist. Das gilt insbesondere für die Mydidae (Abb. 29) und Apioceridae (Abb. 28). Besonders merkwürdig sind die Fühler der Mydidae, bei denen der zylindrische Funiculus den Stiel für die stark angeschwollene, keulenförmige, eingliedrige Arista bildet. Bei den Apioceridae bildet die ebenfalls eingliedrige Arista nur einen kurzen Anhang des stark angeschwollenen Funiculus. Bei den Scenopinidae fehlt die Arista vollständig.

Für die Monophylie der Asiliformia spricht unter anderem die Morphologie der Larven. Bei ihnen ist „das letzte, stigmentragende Abdominalsegment durch mindestens eine Querfurche eingeschnürt, so daß auf das 8., stigmentragende Abdominalsegment noch mindestens ein weiteres Segment zu folgen scheint".

Einige weitere, ebenfalls zweifellos abgeleitete Merkmale teilen die Asiliformia mit den Empidiformia (siehe dort).

Empidiformia

In den meisten neueren Arbeiten wird angenommen, daß die Empidiformia mit den Cyclorrhapha am nächsten verwandt sind, und ich habe mich früher dieser Ansicht angeschlossen. Heute kann ich das nur als einen Irrtum betrachten.

Die Empidiformia teilen mit den Asiliformia einige abgeleitete Merkmale:

Die Arista besteht aus 2 Gliedern (Abb. 19, 20). Ein hyaliner Endgriffel scheint wenigstens bei den meisten vorhanden zu sein. Im Gegensatz zu den Asiliformia ist das Endglied meist lang und oft borstenförmig. Eingliedrig ist die Arista bei der *Microphorella-Parathalassius-Gruppe* und bei den *Dolichopodidae* (Hennig 1971).

Bei den Larven schließen sich an den freien Teil der Kopfkapsel 2 „Metacephalstäbe" an, die von ihm durch eine deutliche Naht getrennt sind. Bei den Asiliformia ist allerdings nur ein unpaariger Metacephalstab vorhanden. Das ist aber kein wesentlicher Unterschied. Immerhin muß darauf hingewiesen werden, daß paarige Metacephalstäbe, offenbar unabhängig entstanden, auch bei den Larven der Xylophagidae und Coenomyiidae vorhanden sind.

Beim Weibchen bildet das 9. Abdominaltergit 2 starke Dornen und Borsten tragende Hemitergite („Acanthophorite") wie bei den Asiliformia (Asilidae, Mydidae, Apioceridae, Therevidae nach Oldroyd 1964). Bei den Empidiformia wird dieses Merkmal nur von den Dolichopodidae erwähnt (Crampton 1942, Colles & McAlpine 1970). Leider fehlen noch ausgedehnte Vergleichsuntersuchungen, insbesondere bei den Empididae, so daß man nicht ganz sicher sein kann, ob das Merkmal tatsächlich zum Grundplan der Asiliformia und Empidiformia gehört.

Trotz dieser Einschränkungen scheinen mir die angegebenen Übereinstimmungen (Synapomorphien) hinreichend, um die Zusammengehörigkeit der Asiliformia und Empidiformia zu einer monophyletischen Gruppe (Asilomorpha) zu begründen.

Dazu kommt, daß sowohl die Asiliformia wie die Empidiformia als Imagines Insectivoren zu sein scheinen. Soweit das für einige Vertreter dieser Gruppen nicht gilt, dürften sie diese Lebensweise sekundär aufgegeben haben.

Zwischen den Asiliformia und den Empidiformia (bei denen die Larven endständige Stigmen haben) kann nach der charakteristischen Verteilung plesiomorpher und apomorpher Merkmale wohl nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen.

Cyclorrhapha

Ich habe schon früher darauf hingewiesen (HENNIG 1970), daß die Cyclorrhapha im Bau ihrer 3gliedrigen Arista (Abb. 21) ursprünglicher sind als die Empidiformia (und Asiliformia). Einen hyalinen Endgriffel habe ich am Ende der Arista bei rezenten Arten nicht gefunden. Leider läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob ein solcher bei dem ältesten Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide (HENNIG 1971) vorhanden ist. Bei dem einzigen (unvollständig erhaltenen) Tier ist die Arista auf beiden Körperseiten bis zur Spitze mit Luft gefüllt. Die seitlichen Haare der Arista enthalten dagegen keine Luft. Daher läßt sich die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die Arista bei diesem Fossil (noch) in einen Endgriffel ausläuft, der bei den anderen Cyclorrhaphen (mit Sicherheit z. B. auch bei den Lonchopteridae) reduziert wurde wie bei nicht wenigen Vertretern anderer „Heterodactyla".

Da den Cyclorrhapha auch andere abgeleitete Merkmale (Acanthophorite der Weibchen, Metacephalstäbe der Larven) fehlen, die (als Synapomorphien) für die nahe Verwandtschaft der Empidiformia und Asiliformia sprechen, muß die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Empidiformia und Cyclorrhapha aufgegeben werden. Die Frage nach der Schwestergruppe der Cyclorrhapha kann nicht

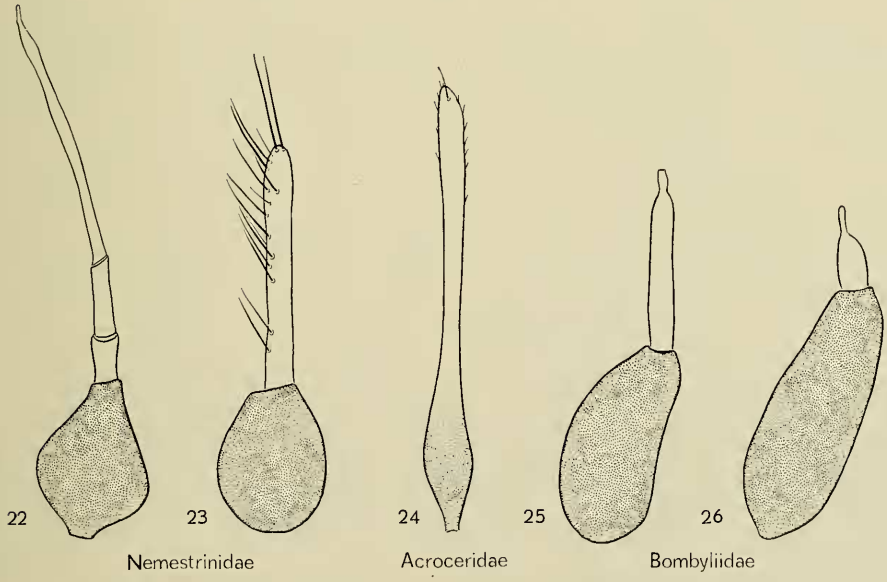


Abb. 22—26. Fühlergeißel von *Nemestrinus eristalis* Loew (22; vgl. dazu Abb. 30), *Fallenia fasciata* Fabricius (23), *Ogcodes zonatus Erichson* (24), *Platypygus ridibundus* Costa (25; vgl. dazu Abb. 32) und *Hilarimorpha singularis* Schiner (26; vgl. dazu Abb. 33). Punktiert ist in allen Abbildungen das Basalglied (Funiculus, Postpedicellus) der Fühlergeißel.

beantwortet werden, solange die Verwandtschaftsbeziehungen der Bombyliidae und der Nemestrinidae-Acroceridae nicht geklärt sind.

Nemestrinoidea (einschließlich Bombyliidae)

Die Zugehörigkeit der 3 Familien Nemestrinidae, Acroceridae und Bombyliidae zu einer monophyletischen Gruppe wurde bisher vor allem von EDWARDS (1930) vertreten. Er hat wenig Gefolgschaft gefunden. Meist werden die Bombyliidae als nähere Verwandte der Asiliformia angesehen, während die Nemestrinidae und Acroceridae zu den Homoeodactyla gestellt werden.

EDWARDS begründet seine Annahme von der nahen Verwandtschaft der 3 genannten Familien vor allem damit „that all the members of these families whose life history is known are parasitic, and exhibit marked hypermetamorphosis in the larva, whereas no case either of parasitism or of hypermetamorphosis is known in any other family of Brachycera". EDWARDS' optimistische Voraussage „that some adult characters will eventually be discovered to support this segregation" hat sich bisher leider nicht erfüllt. Das mag aber mindestens zum Teil daran liegen, daß bisher überhaupt keine sorgfältigen vergleichend-morphologischen Untersuchungen an den 3 in Frage stehenden Familien durchgeführt worden sind.

An der nahen Verwandtschaft der Nemestrinidae und Acroceridae kann wohl nicht gezweifelt werden. Im Bau der Fühler zeigen einige Nemestrinidae (Gattung *Nemestrinus)* relativ ursprüngliche Merkmale. Hier (Abb. 22) besteht die Arista aus 3 deutlich getrennten Gliedern, von denen das letzte und längste einen hyalinen, nackten Endgriffel besitzt (Abb. 30). Bei anderen Vertretern der Familie (Abb. 23) ist die Arista ungegliedert, und der Endgriffel ist vollständig reduziert. Man kann in dieser Fühlerbildung (rein morphologisch) die Vorstufe der Entwicklung sehen, die sich bei den Acroceridae vollzogen hat. Bei diesen ist (wie bei manchen Rhagionidae) die ebenfalls völlig ungegliederte Arista nahtlos mit dem Funiculus verschmolzen, so daß die gesamte Fühlergeißel ein einheitliches Gebilde darstellt (Abb. 24). Fraglich ist bisher die systematische Stellung der Gattung *Exeretoneura* (Australien).

Sie wurde früher zu den Nemestrinidae gestellt, mit denen sie besonders im Flügelgeäder übereinstimmt. Auch nach dem Stammbaumentwurf von G. H. HARDY (1955) wäre sie mit dieser Familie am nächsten verwandt. Wenn das zuträfe, dann wären alle Angaben, die oben über den Fühlerbau der Nemestrinoidea gemacht wurden, zu revidieren; denn bei *Exeretoneura* besteht in der Fühlergeißel keine scharfe Trennung zwischen Funiculus und Arista. Die gesamte Fühlergeißel besteht vielmehr aus 6 unscharf voneinander getrennten Gliedern. Von einer Übereinstimmung zwischen den Nemestrinoidea und den Heterodactyla im Bau der Fühler könnte dann auch nicht die Rede sein. PARAMONOW (1953) vermutet, daß *Exeretoneura* mit *Coenomyia* am nächsten verwandt ist. Vielleicht wird man zur Klärung dieser Frage die Entdeckung der Larven abwarten müssen.

Die Beantwortung der Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Exeretoneura* ist für die phylogenetische Systematik der Brachycera ebenso wichtig, wie die nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Heterostomus* (s. S. 5—6).

Bei den Bombyliidae ist die Arista ebenfalls ungegliedert (Abb. 25, 26, 32, 33). Sie scheint aber stets vom Funiculus durch eine Naht getrennt zu sein. Oft läuft die eingliedrige Arista in einen hyalinen nackten Endgriffel aus wie bei so vielen anderen Brachyceren (Heterodactyla). Die Gattung *Hilarimorpha* stimmt im Bau der Fühler genau mit anderen Bombyliidae überein (Abb. 26, 33). Bisher ist diese, auch als Vertreterin einer besonderen Familie, Hilarimorphidae, angesehene holarktische Gattung sehr verschieden beurteilt worden.

SCHINER hatte sie unter den Rhagionidae beschrieben. OSTEN-SACKEN, LINDNER (1925) und CHILLCOTT (1963) haben sich dieser Ansicht angeschlossen. Nach SZILÁDY (1934) ist sie „eine Empide". Auch HENDEL (1936/37) bezeichnet die „Hilarimorphidae" als „den Empididen nahestehend".

Keine dieser beiden Annahmen läßt sich mit der Fühlerbildung in Einklang bringen. Diese spricht vielmehr eindeutig für die Ansicht EDWARDS' (1928), nach der *Hilarimorpha* in die Unterfamilie Cyrtosiinae der Bombyliidae gehört. Auch BÄHRMANN (1960) spricht sich nach einer allerdings nur flüchtigen Untersuchung des männlichen Kopulationsapparates für die Zugehörigkeit der Gattung *Hilarimorpha* zu den Bombyliidae aus. Was die Verwandtschaft mit den Cyrtosiinae anbelangt, so scheint allerdings das Flügelgeäder dafür zu sprechen, daß *Hilarimorpha* allenfalls in einem Schwestergruppenverhältnis zu den übrigen Gattungen dieser Unterfamilie stehen kann (HENNIG 1966).

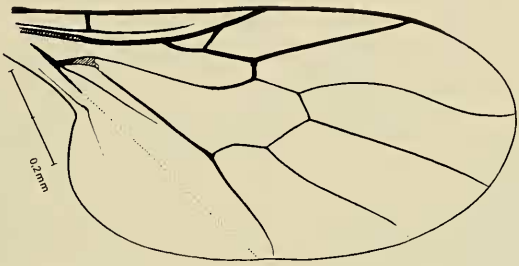


Abb. 27. Flügel von *Glabellula* spec. (Chile).

Aus dem Baltischen Bernstein sind bisher 2 Vertreter der Cyrtosiinae beschrieben worden. Am interessantesten ist die Gattung *Proglabellula*, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu der relativ abgeleiteten rezenten Gattung *Glabellula* beweist, daß die Cyrtosiinae im Alttertiär schon in mehrere Teilgruppen aufgespalten gewesen sein müssen. Bisher ist die Gattung *Glabellula* nur aus Europa, Nordamerika und Australien bekannt. Es ist daher nicht uninteressant, daß mir 2 Exemplare einer sicherlich neuen Art aus Chile (Farellones, bei Santiago, am Westabhang der Anden in 2800 m Höhe) vorliegen. Das Flügelgeäder dieser Art stimmt durchaus mit dem der anderen bekannten Arten von *Glabellula* überein (Abb. 27). Es besitzt nicht die ursprünglichen Merkmale der Gattung *Proglabellula*. Die chilenische Art ist also ebensowenig wie die aus Australien beschriebene als Reliktform zu betrachten.

Die Fühlerbildung der Bombyliidae gibt leider keinen Aufschluß über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Familie. Sie könnte ebensogut als Weiterbildung einer Fühlerform angesehen werden, die im Grundplan der Nemestrinidae auftritt, wie als Weiterbildung des Grundplanfühlers der Asiliformia. Andere Merkmale schließen aber eine Zugehörigkeit der Bombyliidae zu den Asilomorpha (Asiliformia + Empidiformia) und erst recht eine Zugehörigkeit zu den Asiliformia so gut wie sicher aus:

Im weiblichen Abdomen bildet das 9. Segment keine Hemitergite (Acanthophorite).

Bei den Larven sind keine Metacephalstäbe vorhanden, sondern die Dorsalplatte der Kopfkapsel setzt sich nahtlos in den Prothorax fort.

Die Imagines sind nicht räuberisch.

Das alles sind wohl relativ ursprüngliche Merkmale, die es höchstens gestatten, an ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Bombyliidae und Asilomorpha zu denken.

Das Vorhandensein der gleichen relativ ursprünglichen Merkmale bei den Nemestrinidae und Acroceridae kann eine nähere Verwandtschaft mit diesen Familien zwar auch nicht begründen. D a f ü r spricht noch immer nur die von EDWARDS hervorgehobene Lebensweise und Hypermetamorphose der Larven. Aber für die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Bombyliidae und den Asilimorpha gibt es bisher überhaupt keine positiven Argumente.

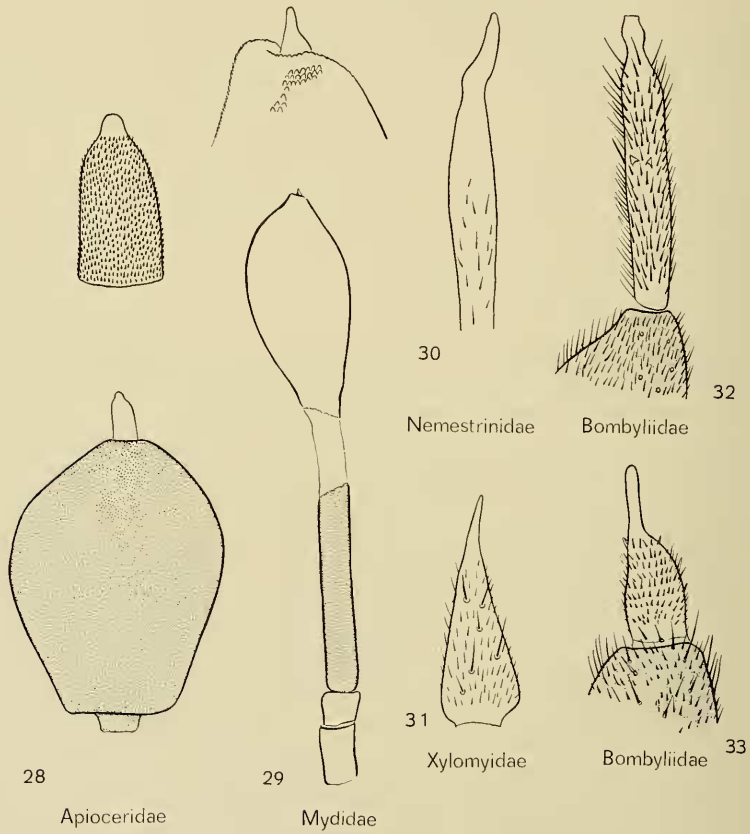


Abb. 28—33. Fühler bzw. Teilansichten der Fühler von *Apiocera maerens* Wiedemann (28; oben: Arista in stärkerer Vergrößerung), *Ectyphus pinguis* Gerstäcker (29; oben: Spitze der Arista in stärkerer Vergrößerung), *Nemestrinus eristalis* Loew (30: Spitze der Arista; vergleiche dazu Abb. 22), *Solva maculata* Meigen (31; Endglied, d. h. 8. Glied, der Fühlergeißel), *Platypygus ridibundus* Costa (32: Arista; vergleiche dazu Abb. 25) und *Hilarimorpha singularis* Schiner (33; vergleiche dazu Abb. 26). Punktiert ist in allen Abbildungen das Basalglied (Funiculus, Postpedicellus) der Fühlergeißel.

Wenn sich bestätigen sollte, daß die Bombyliidae tatsächlich zu den Nemestrinoidea gehören, dann kann zwischen ihnen und den Nemestrinidae + Acroceridae wohl nur ein Schwestergruppenverhältnis angenommen werden.

Das phylogenetische System der Brachycera enthält noch zahlreiche offene Fragen. In seinen Grundzügen stellt es sich mir heute etwa wie folgt vor:

Gesichert ist die Monophylie der Cyclorrhapha und wohl auch die der Asilomorpha (mit den beiden Schwestergruppen Asiliformia und Empidiformia). Die Annahme, daß zwischen diesen beiden ein Schwestergruppenverhältnis besteht, läßt sich z. Zt. nicht begründen. Ich halte sie aber nicht für unwahrscheinlich.

Eine monophyletische Gruppe bilden wahrscheinlich auch die Nemestrinoidea mit den Familien Nemestrinidae und Acroceridae. Die Frage, ob auch die Bombyliidae in diese Gruppe gehören, ist bisher nicht mit Sicherheit zu beantworten. Dasselbe gilt für die Frage, ob die Nemestrinoidea, mit oder ohne die Bombyliidae, mit den Asilomorpha näher verwandt sind, und wie dieses Verwandtschaftsverhältnis, wenn es bestehen sollte, im einzelnen zu deuten ist (Nemestrinoidea und Asilomorpha oder Nemestrinoidea und Asilomorpha + Cyclorrhapha als Schwestergruppen?).

In der vorliegenden Darstellung wurden alle diese Gruppen provisorisch unter dem Namen Heterodactyla zusammengefaßt. Das ist eine Hypothese, die verifiziert oder widerlegt werden muß.

Unsicher ist schließlich die Deutung der Homoeodactyla. Als monophyletische Gruppen können mit Sicherheit die Xylophagoidea (Xylophagidae und Coenomyiidae), Stratiomyoidea (Xylomyidae und Stratiomyidae) und wohl auch die Tabanoidea (noch unsicher; Rhagionidae, Pelecorhynchidae, Tabanidae) angesehen werden.

Ungeklärt sind z. Zt. die zwischen diesen Gruppen bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen. Die Annahme, daß sie zusammen eine monophyletische Gruppe (Homoeodactyla) bilden, ist nicht unwahrscheinlich, bisher aber nicht bewiesen. Auch die Möglichkeit, daß die Nemestrinoidea (mit oder ohne Einschluß der Bombyliidae) zu den Homoeodactyla gehören oder mit einer ihrer Teilgruppen näher verwandt sind, läßt sich bis jetzt nicht mit Sicherheit ausschließen. Dasselbe gilt für die Möglichkeit, daß die eine oder andere Teilgruppe der Homoeodactyla mit den Heterodactyla näher verwandt ist. Namentlich wäre hier an die Rhagionidae oder Tabanidae zu denken.

Literatur

BÄHRMANN, R. (1960): Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen. — Beitr. Ent. 10, p. 485—540.

CHILLCOTT, J. G. (1963): A new genus of Rhagionidae (Diptera) with notes and descriptions of *Bolbomyia* Loew. — Canad. Ent. 95, p. 1185—1190.

COLLESS, D. H. & MCALPINE, D. K. (1970): Diptera, in The Insects of Australia, p. 656—740. Melbourne.

CRAMPTON, C. G. (1942): The external morphology of the Diptera, in: The guide to the insects of Connecticut, Part. VI, fasc. 1. — Bull. Connecticut State Geol. Nat. Hist. Survey 6, p. 10—165.

DELFINADO, M. D. & HARDY, D. E. (1971): Type Specimens of Philippine Diptera. — Notulae Ent. 51, p. 15—32.

EDWARDS, F. W. (1928): The family position of *Pachyneres*. — Entomologist 61, p. 208.

— (1930): Bombyliidae, Nemestrinidae, Cyrtidae, in: Diptera of Patagonia and South Chile 5, p. 162—197.

FREY, R. (1954): Studien über ostasiatische Dipteren III. Rhachiceridae, Rhagionidae, Hilarimorphidae. — Notulae Ent. 34, p. 1—25.

HARDY, G. H. (1955): The phylogeny of Diptera 4. — Tabanoidea. — Ent. mo. Mag. (4) 16, p. 193—196.

HENDEL, F. (1936/37): Diptera-Fliegen, in KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998.

HENNIG, W. (1966): Bombyliidae im Kopal und im Baltischen Bernstein (Diptera: Brachycera). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 166, p. 1—20.

— (1967a): Die sogenannten „niederen Brachycera" im Baltischen Bernstein (Diptera: Fam. Xylophagidae, Xylomyidae, Rhagionidae, Tabanidae). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 174, p. 1—51.

— (1967b): Therevidae aus dem Baltischen Bernstein mit einigen Bemerkungen über Asilidae und Bombyliidae (Diptera Brachycera). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 176, p. 1—14.

— (1970): Insektenfossilien aus der unteren Kreide II. Empididae (Diptera, Brachycera). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 214, p. 1—12.

— (1971): Insektenfossilien aus der unteren Kreide III. Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 232, p. 1—28.

KRÖBER, O. (1930): Tabanidae, in: Diptera of Patagonia and S. Chile 5, p. 106—161.

LINDNER, E. (1925): 20. Rhagionidae, in: E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region.

MACKERRAS, I. M. & FULLER, M. E. (1942): The genus *Pelecorhynchus*. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 67, p. 9—76.

MALLOCH, J. R. (1932): Rhagionidae, in: Diptera of Patagonia and South Chile 5, p. 199—235.

NAGATOMI, A. (1970): *Ussuriella* Paramonow, a new synonym of *Arthroceras* Williston. — Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ. 7, p. 293.

NAGATOMI, A. & SAIGUSA, T. (1970): The Coenomyiidae of Japan. — Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ. 7, p. 257—292.

OLDROYD, H. (1964): The Natural History of Flies. London.

PARAMONOW, S. J. (1953): A review of Australian Nemestrinidae. — Austral. Journ. Zool. 1, p. 242—290.

STEYSKAL, G. C. (1953): A suggested classification of the lower brachycerous Diptera. — Ann. Ent. Soc. Amer. 46, p. 237—242.

STUCKENBERG, B. R. (1956): Notes on the genus *Arthroteles* Bezzi, with descriptions of two new species (Diptera: Errinidae). — Ann. Natal Mus. 13, p. 313—335.

SZILÁDY, Z. (1934): Die paläarktischen Rhagioniden. — Ann. Mus. Nat. Hungar. 28, p. 229—270.

TESKEY, H. J. (1970): The immature stages and phyletic position of *Glutops* (Diptera: Pelecorhynchidae). — Canad. Ent. 102, p. 1130—1135.

USSATCHOV, D. A. (1968): New jurassic Asilomorpha (Diptera) in Karatau. — Rev. Ent. URSS 47, p. 617—628.

Anschrift des Verfassers:
Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.